

## INVASORAS INADVERTIDAS: ESTABLECIMIENTO DE *CUCURBITA FICIFOLIA* BOUCHÉ EN RELICTOS DE UN BOSQUE ANDINO DISTURBADO

 JOSÉ A. MUÑOZ\*,  IVÁN C. RODRÍGUEZ GONZÁLEZ

Línea de Investigación en Restauración Ecológica, Subdirección Científica, Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, Bogotá D.C., Colombia.

\*Autor para correspondencia: [jamunozd89@gmail.com](mailto:jamunozd89@gmail.com)

### Resumen:

**Antecedentes:** Las especies exóticas invasoras exhiben diferentes rasgos ecológicos que les confieren ventajas competitivas sobre la vegetación nativa con importantes efectos en la biodiversidad.

**Preguntas:** ¿Cuál es el riesgo de invasión de *Cucurbita ficifolia* Bouché teniendo en cuenta sus rasgos ecológicos y los impactos que puede estar generando en relictos boscosos?

**Sitio y periodo de estudio:** la investigación se desarrolló durante 2021 en la Reserva Forestal Thomas van der Hammen y su área de influencia, Bogotá D.C., Colombia.

**Métodos:** se examinaron diferentes rasgos ecológicos de *C. ficifolia* mediante experimentos en campo y de laboratorio. Se analizaron los impactos ecosistémicos a través de un análisis multitemporal con imágenes satelitales y con la caracterización de la vegetación y los principales órdenes de insectos polinizadores. Esta información se utilizó para evaluar su riesgo de invasión.

**Resultados:** *C. ficifolia* se propagó de manera sexual, su tiempo generacional fue menor a un año. Denotó alta variabilidad morfológica en frutos y semillas registrando, además, abundante producción de semillas con alta viabilidad (> 70 %). Los puntos de contracción del bosque se correlacionaron con la dominancia de *C. ficifolia*, generando cambios significativos en la composición y estructura de la vegetación y en algunos procesos ecosistémicos. *C. ficifolia* fue calificada con un alto riesgo de invasión.

**Conclusiones:** *C. ficifolia* reúne varios rasgos ecológicos asociados con una alta invasividad, lo que permitió establecerse exitosamente en relictos boscosos con efectos relevantes sobre el ecosistema.

**Palabras clave:** análisis de riesgo, Bosque Las Mercedes, especies domesticadas, Reserva Forestal Thomas van der Hammen, restauración ecológica.

### Abstract:

**Background:** Invasive exotic species exhibit different ecological traits that confer them competitive advantages over native vegetation, causing significant impacts on biodiversity.

**Questions:** What is the invasion risk of *Cucurbita ficifolia* Bouché, considering its ecological traits and the potential impacts it may be causing in forest remnants?

**Study site and dates:** The research was conducted in 2021 at the Reserva Forestal Thomas van der Hammen and its surrounding area, Bogotá D.C., Colombia.

**Methods:** Various ecological traits of *C. ficifolia* were examined through field and laboratory experiments. Ecosystem impacts were analyzed through a multi-temporal analysis using satellite imagery and with the characterization of vegetation and key orders of pollinating insects. This information was utilized to assess its invasion risk.

**Results:** Propagation of *C. ficifolia* occurred through sexual reproduction, with a generational time of less than one year. The *C. ficifolia* showed abundant seed production (> 70 % viable), high morphological variability in its fruits and seeds. The dominance of *C. ficifolia* correlated with forest contraction points, leading to significant changes in vegetation composition and structure, and some ecosystem processes. *C. ficifolia* was rated as having a high invasion risk.

**Conclusions:** *C. ficifolia* exhibits multiple ecological traits that are linked to high invasiveness, allowing it to successfully establish itself in forest remnants with relevant effects on the ecosystem.

**Keywords:** Risk análisis, Bosque Las Mercedes, domesticated species, Reserva Forestal Thomas van der Hammen, ecological restoration.

Todas las especies poseen diferentes características morfológicas y fisiológicas medibles a nivel individual que se consideran relevantes para su respuesta a la variación ambiental y para determinar sus efectos en el funcionamiento del ecosistema (Violle *et al.* 2007, Heilmeier 2019). Para el caso de las plantas invasoras, estas características determinan su capacidad para colonizar diferentes entornos y expandir su rango de distribución (Salgado *et al.* 2017). Estas especies exhiben una adaptación generalista en amplios tipos de hábitats, son capaces de reproducirse asexualmente y con elevadas tasas de crecimiento, tienen plasticidad fenotípica y alta tolerancia a la heterogeneidad ambiental y pueden incluso, aprovechar los recursos de forma más efectiva que la flora local (Dai *et al.* 2020, Hiatt & Flory 2020).

La probabilidad de que una especie se convierta en invasora es producto de la interacción de factores genéticos, demográficos y ecológicos propios de cada taxón (invasividad) y de la sensibilidad del ecosistema receptor (invasibilidad) (Pyšek *et al.* 2012, Hui *et al.* 2016) e influyen, además, la intervención antrópica (dispersión y presión de propágulos) y el cambio climático (Young *et al.* 2017). Por lo tanto, la especie exótica debe superar diversos filtros geográficos, ambientales y reproductivos (Richardson & Pyšek 2006), proceso que sucede en cuatro fases: introducción, colonización (establece poblaciones iniciales mediante reclutamiento), establecimiento o naturalización (interactúa con la biota local y genera poblaciones viables y autosuficientes en el tiempo) e invasión propiamente dicha (se expande exponencialmente con diversos impactos en su nuevo entorno) (Richardson & Pyšek 2006, Latombe *et al.* 2017). Bajo este panorama, las especies invasoras son reconocidas como una de las principales barreras en los procesos de restauración ecológica de áreas degradadas al limitar la regeneración natural y la persistencia de la flora nativa (Vargas-Ríos *et al.* 2012, Weidlich *et al.* 2020).

En Colombia existe un creciente interés por entender los aspectos ecológicos de estas especies y por gestionar los impactos que puedan llegar a generar. Pese a que se tienen diversas aproximaciones en la identificación de aquellas especies exóticas con potencial invasor en el país (Cárdenas-López *et al.* 2010, 2011, 2017, Díaz-Espinosa *et al.* 2012) aún persisten vacíos de información sobre su comportamiento en ecosistemas tropicales que permitan priorizar qué especies controlar y en qué áreas actuar. En Bogotá D.C., de los 3,050 taxones de plantas vasculares que se estiman componen su flora, 883 corresponden a especies exóticas (Fajardo-Gutiérrez *et al.* 2020) y de estas sólo existe información publicada sobre el riesgo de invasión para 56 (Cárdenas-López *et al.* 2010, Díaz-Espinosa *et al.* 2012, Cárdenas-López *et al.* 2017).

A nivel nacional tan solo se han dado lineamientos normativos para la prevención, manejo integral y para la restauración, rehabilitación y recuperación de áreas afectadas por *Ulex europaeus* L. (retamo espinoso) y *Genista monspessulana* (L.) L.A.S. Johnson (retamo liso) (MADS 2018). De igual forma, aun no se han evaluado otras especies exóticas que, aunque muestran un comportamiento invasor, sus efectos sobre los ecosistemas pasan inadvertidos en la región y, en la mayoría de los casos, se desconocen aspectos de su ecología. Tal es el caso de *Cucurbita ficifolia* Bouché, calabaza aparentemente oriunda de los Andes entre Perú y Bolivia (Barrera-Redondo *et al.* 2020), ampliamente domesticada en el continente, especialmente en tierras altas del oeste y norte de Suramérica (Whitaker 1983, Piperno 2011). En la sabana de Bogotá, esta especie ha conseguido desvincularse exitosamente de los sistemas de cultivo y, de esta manera, establecer poblaciones en una variedad de entornos disturbados.

Para abordar estas cuestiones, este estudio tuvo como objetivos i) examinar diferentes atributos ecológicos de *C. ficifolia* que permitieran explicar el éxito de su establecimiento en un relicto de bosque andino de planicie y su área de influencia, ii) analizar los impactos a nivel de ecosistema que pudiese estar generando y iii) evaluar el riesgo de invasión que supone esta cucurbitácea para este tipo de ambientes.

## Materiales y métodos

*Especie de estudio.* *C. ficifolia* es una herbácea generalmente anual, de hábito rastrero o trepador ([Figura 1](#)), tallos con agujijones cortos y pelos glandulares, posee zarcillos robustos, pedunculados y ramificados, presenta hojas pecioladas de tres a cinco lóbulos con morfología y aspecto variables. Tiene flores estaminadas solitarias, axilares, corola de cinco lóbulos agudos o acuminados; las flores pistiladas crecen en diferente axila, cáliz ocasionalmente foliáceo,

corola más grande y ovario ovoide a elíptico. Los frutos también son muy variables, globosos, ovado-elípticos u obovoides, epicarpio rígido, persistente y sin costillas, densa a ligeramente ondulado, desde blanco-amarillento, verde claro u oscuro hasta verde con franjas blancas longitudinales, mesocarpio blanco y fibroso. Las semillas son elípticas a ovado-elípticas y varían de un color blanquecino hasta café oscuro y negro (Nee 1990, Lira & Rodríguez 1999) ([Material suplementario 1](#)).



**Figura 1.** Hábitos de crecimiento de *C. ficifolia*. A) matrices densas en zonas abiertas, B) creciendo como rastrera al interior del bosque, C) colonizando el dosel del bosque.

*Área de estudio.* La Reserva Forestal Regional Protectora del Norte de Bogotá D.C. “Thomas van der Hammen” comprende un conjunto de predios públicos y privados en los que se destacan diversos objetos de conservación como relictos de vegetación natural, humedales, zonas de recarga de acuíferos y sitios de importancia arqueológica y cultural, además de presentar áreas agropecuarias, comerciales, industriales y residenciales, todos con diferentes usos del suelo establecidos (CAR 2014). Esta figura de protección constituye un importante conector entre el río Bogotá, los Cerros Orientales de la ciudad y diversos ecosistemas de la estructura ecológica principal de la región como el Humedal La Conejera. En esta reserva se encuentra el último remanente de bosque andino de planicie inundable de la Sabana conocido como Bosque Las Mercedes declarado Santuario Distrital de Fauna y Flora (Alcaldía Mayor de Bogotá 2004), con una altitud de 2,550 m y una temperatura promedio de 13 °C. Este sitio ha sido además un área piloto de investigación en restauración ecológica del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis desde hace una década (Pérez 2020) ([Figura 2](#)). Tanto en este relictos como en uno de los brazos del Humedal La Conejera, se identificó la colonización y establecimiento de *C. ficifolia* con importantes efectos sobre la composición y estructura vegetal.

*Rasgos ecológicos evaluados.* Se examinaron once rasgos: la capacidad de establecimiento y de rebrote, de reproducción vegetativa, la tasa relativa de crecimiento (TRC), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS), producción de frutos y semillas, viabilidad de las semillas y el tiempo de germinación.

*Establecimiento de experimentos en campo.* En el área de estudio, se instalaron 18 parcelas de 9 m<sup>2</sup> con diferentes tratamientos ([Tabla 1](#)). Se ubicaron cuatro de estas unidades en el borde interior y cuatro en el exterior del costado nororiental del bosque con abundante presencia de *C. ficifolia*. Se monitorearon los tiempos de floración y fructificación de los individuos allí presentes, se determinó el No. de frutos/m<sup>2</sup>, el No. de semillas/fruto y el No. de semillas/m<sup>2</sup>. Se cosecharon tanto los frutos maduros como las semillas (20 unidades/fruto), estos fueron pesados y medidos, estimando su diámetro y circunferencia polar, además de su longitud y su ancho, respectivamente para examinar su variabilidad y detectar posibles diferencias relacionadas con el sitio de crecimiento. Se evaluó adicionalmente, el porcentaje de viabilidad de las semillas mediante pruebas de flotación (100 unidades/fruto) (Varela & Arana 2011).

Posteriormente se realizó un control manual de la especie en dichas parcelas. En la mitad de las unidades (dos en el borde interno, dos en el externo) se eliminó sólo la biomasa epigea manteniendo las raíces, y en la otra mitad

se removió por completo tanto la biomasa epigea como la hipogea, permitiendo examinar la capacidad de rebrote, de colonización (incluyendo la emergencia y desarrollo de nuevos individuos), el porcentaje de cobertura que puede alcanzar y su tiempo generacional mínimo (tiempo transcurrido desde la germinación de la semilla o emergencia de la planta hasta la producción de frutos) (Zalba & Ziller 2008).

Así mismo, se instalaron diez parcelas en los pastizales misceláneos con arbustos y árboles plantados que rodean el bosque, los cuales han experimentado disturbios debidos a la presencia de pastos exóticos invasores como *Cenchrus clandestinus*, *Anthoxanthum odoratum* y *Holcus lanatus*. Estas parcelas se sometieron a diferentes tratamientos, incluyendo dos de control (Tabla 1) y sirvieron para evaluar además de la capacidad de colonización, el porcentaje de cobertura y el tiempo generacional mínimo, la capacidad de reproducción vegetativa y el tiempo de germinación de la calabaza. Se introdujeron tanto semillas como propágulos vegetativos, las semillas no tuvieron ningún tratamiento pre-germinativo (25 semillas/parcela) y los propágulos consistieron en dos esquejes de tallos maduros y uno de raíces pivotantes en buen estado fitosanitario. Se realizaron monitoreos de todas las parcelas en cinco ocasiones, a los 33, 61, 75, 88 y 111 días desde el montaje de los experimentos.

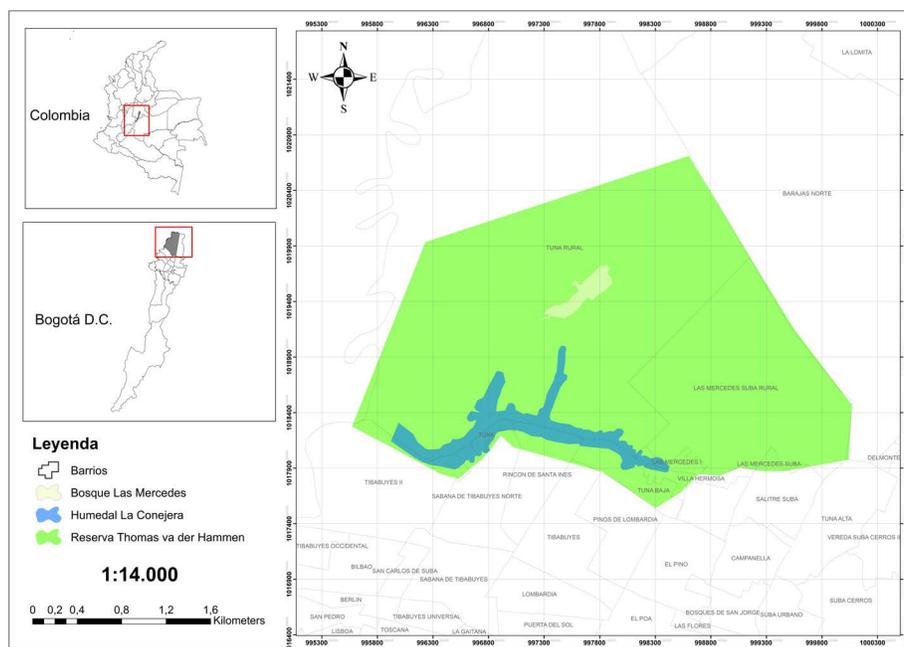


Figura 2. Área de estudio. Reserva Forestal Thomas van der Hammen y Humedal La Conejera. Bogotá D.C.

*Tasa de crecimiento y rasgos foliares.* Se empleó la tasa de crecimiento relativo (TCR,  $\text{peso} \times \text{peso}^{-1} \times \text{tiempo}^{-1}$ ) como indicador del crecimiento de las plantas en función de la acumulación de biomasa. Se llevaron a cabo muestreos destructivos de biomasa en dos momentos diferentes ( $t_1 = 0$  y  $t_2 = 15$  días) utilizando un total de 50 pares de plántulas con características morfológicas similares. Por otro lado, se determinaron diferentes rasgos foliares a partir de hojas maduras de 10 individuos (5 hojas/individuo) (cinco en el borde interno del bosque y cinco en el externo). Se estimó el área foliar (AF en  $\text{cm}^2$ ), área foliar específica (AFE en  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) y el contenido de materia foliar seca (CMFS en  $\text{mg}/\text{g}$ ) siguiendo las recomendaciones dadas por Santos-Castellanos *et al.* (2010), Pérez-Harguindeguy *et al.* (2016) y Cosmulescu *et al.* (2020).

*Diseños experimentales en laboratorio.* A través de ensayos en laboratorio se determinó de manera experimental el tiempo y capacidad de germinación de la especie. Se montaron cinco réplicas con papel humedecido con agua filtrada y dos réplicas en sustrato (tierra + vermiculita), cada una con diez semillas y se monitoreó la formación de radículas y emergencia de plántulas respectivamente durante dos semanas.

**Tabla 1.** Parcelas experimentales para la evaluación de aspectos ecológicos de la especie.

Sitio	Atributo ecológico	Parcela	Experimento	Tipo propágulo
Borde interno bosque		C1	RVE	-
		C2	RVE	-
	- Producción de frutos y semillas.	C3	RVE-H	-
	- Capacidad de rebrote.	C4	RVE-H	-
	- Capacidad de reproducción vegetativa.	C5	RVE-H	-
	- Capacidad de colonización.	C6	RVE-H	-
Borde externo bosque		C7	RVE	-
		C8	RVE	-
Pastizales misceláneos con arbustos y árboles plantados		CTC1	Control	Semillas
		CTC2	Control	Tallos y raíces
	- Capacidad de reproducción vegetativa.	EC1	RTVE	Tallos y raíces
		EC2	RTVEH	Tallos y raíces
	- Capacidad de colonización.	EC3	RTVE + S	Tallos y raíces
		EC4	RTVEH + S	Tallos y raíces
		EC5	RTVE	Semillas
	- Tiempo de germinación.	EC6	RTVET	Semillas
	EC7	RTVE + S	Semillas	
	EC8	RTVEH + S	Semillas	

RVE = Remoción biomasa epigea *C. ficifolia*, RVE-H = Remoción biomasa epigea e hipogea *C. ficifolia*, RTVE = Remoción total vegetación epigea, RTVEH = Remoción total vegetación epigea e hipogea (10 a 20 cm de profundidad, siguiendo recomendaciones de Castiblanco, 2012), S = sombra artificial.

*Impactos ecológicos a nivel de ecosistema.* Se evaluó la capacidad de *C. ficifolia* para alterar procesos o funciones ecosistémicas y generar cambios en la estructura del hábitat y/o en la forma de vida dominante, impactos ecológicos asociados a su vez con la facultad que tiene la especie para formar núcleos densos y cerrados.

*Establecimiento de experimentos en campo para evaluar impactos ecológicos.* Se seleccionaron tres zonas de muestreo, ubicadas en los bordes de los relictos de bosque, y con una abundante presencia de *C. ficifolia*, además de dos sin evidencia alguna de esta especie, las cuales sirvieron como puntos de control. Los cinco puntos de muestreo

se distribuyeron en dos fragmentos de bosque con una misma historia de uso del suelo y estado sucesional similar, con el fin de aislar la respuesta ecológica de *C. ficifolia*. Este análisis de impactos ecológicos se realizó basado en la integración de los tres ejes expuestos por Reynolds-Hogland & Mitchell (2007), quienes propusieron un concepto de diseño de estudios ecológicos que integra tres ejes: resolución temporal, resolución espacial y la resolución del proceso ecológico.

**Resolución temporal.**- Se realizó un análisis multitemporal a partir de imágenes Landsat 7, de los años 2009, 2011 y 2021. Para las imágenes de los años 2011 y 2021 fue necesario generar mosaicos a partir de dos imágenes de satélite de fechas cercanas, debido a que en 2003 la misión presentó la falla SLC-off scene, por lo cual refieren áreas sin información (gaps). Tanto la elaboración del mosaico, como el rellenado de gaps se realizó con la herramienta Easi Modelling.

**Resolución espacial.**- El área de la investigación correspondió a 887.6 hectáreas, dentro de las cuales se ubicaron los dos parches de bosque denso seleccionados. A cada una de las imágenes de los periodos 2011 y 2021, se les realizó la corrección atmosférica, ortorrectificación y resamplio a 15 metros, adición de bandas o constantes de cálculo y compilación de bandas, utilizando la herramienta PCI Geomatica Banff. Una vez realizado este preprocesamiento, se continuó con la modelación para el cálculo de cinco índices espectrales de vegetación (Tabla 2) en el software ArcGIS v. 10.8, con el fin de identificar cuál de estos genera mayor contraste y de esta forma graficar los vectores de expansión/contracción para cada uno de los puntos de muestreo e identificar el comportamiento a lo largo del tiempo.

**Resolución del proceso ecológico.**- Se basó en la caracterización de dos componentes en los cinco puntos de muestreo, vegetación e insectos, con énfasis en polinizadores. Para el monitoreo de vegetación se utilizaron parcelas modificadas tipo Whittaker (PMW) de 50 × 10 m (Stohlgren *et al.* 1995, Barnett & Stohlgren 2003) (Figura 3). Para la medición de regeneración natural se siguió el método línea-punto-intercepto (Herrick *et al.* 2006); cada transecto se dividió a su vez en sub-transectos de un metro, en cada uno de los cuales se identificaron las especies o coberturas (suelo desnudo, hojarasca, roca) que estaban presentes sobre la proyección de la línea y se asignó un número del 1 al 10, que corresponde al número de decímetros en los cuales aparece cada especie. Para la caracterización de insectos, el estudio se concentró en los principales ordenes de polinizadores: coleópteros, lepidópteros, dípteros e himenópteros (Labarca & Narváez 2009). Se realizaron muestreos de captura directa con red entomológica utilizando cuatro transectos de 50 m en cada uno de los puntos de muestreo (Pollard 1981). Este procedimiento se repitió seis veces siguiendo lo propuesto por Kingsolver (1999) y Rivera *et al.* (2005).

**Variables ambientales.** Se midió la intensidad lumínica (lux) con un luxómetro digital EXTECH HD400 en ocho puntos en cada uno de los cinco sitios de muestreo. Estos puntos se ubicaron a 5 m dentro del borde del bosque y separados 2 m entre sí. Con el fin de evitar interferencias causadas por la hora de medición y nubosidad, se tomaron datos simultáneos, uno dentro de la cobertura y otro a plena exposición, calculando el porcentaje de filtración de la radiación solar (Espinosa 1972). Como complemento, se realizó una medición indirecta utilizando un densitómetro esférico cóncavo; dicha medida se tomó en cuatro puntos al interior del bosque y arrojó un promedio estimado del porcentaje de apertura de dosel (Jennings *et al.* 1999). En los mismos ocho puntos mencionados anteriormente, se tomaron los registros de temperatura de la capa superficial del suelo con un termómetro infrarrojo EXTECH HD300 y el porcentaje de humedad edáfica con una sonda EXTECH MO750.

**Análisis del riesgo de invasión.** Con los resultados obtenidos en campo y en laboratorio, se evaluó el riesgo de invasión empleando el Weed Risk Assessment - WRA de Australia (Pheloung *et al.* 1999, Gordon *et al.* 2010, Dobbs *et al.* 2022) y la Herramienta de Análisis de Riesgo de Establecimiento e Invasión I3N (Zalba & Ziller 2008). El WRA es un sistema que define en términos cualitativos y cuantitativos qué tan riesgosa puede ser la introducción de una especie a un área y la evaluación más conocida (pre-fronteriza), siendo adaptada para otras regiones del mundo.

**Tabla 2.** Índices espectrales de vegetación calculados para el estudio.

Índice	Objetivo
<b>DVI</b> - Índice de diferencia de vegetación	Detectar presencia de vegetación, y diferenciarla del suelo desnudo y del agua.
<b>GNDVI</b> - Índice de vegetación de diferencia normalizada verde	Determinar la absorción de agua y nitrógeno en el follaje.
<b>NDVI</b> - Índice de vegetación de diferencia normalizada	Identificar presencia de vegetación verde en la superficie.
<b>RVI</b> - Índice de cociente de vegetación	Estimar biomasa e índice de área foliar.
<b>SAVI</b> - Índice de vegetación ajustado con el suelo	Corregir las modificaciones en el comportamiento del NDVI por la proporción vegetación/suelo mediante un parámetro que ajuste el índice a una reflectividad promedio del fondo.

Contempla 49 criterios relacionados con la biogeografía, biología y ecología del taxón relacionados con sus posibles impactos a nivel agrícola o ambiental, y según la puntuación final otorgada se acepta su ingreso (< 1 = riesgo bajo), se rechaza en espera de una evaluación adicional (1-6 = riesgo moderado) y se rechaza su introducción (> 6 = alto riesgo) (Pheloung *et al.* 1999, Dobbs *et al.* 2022).

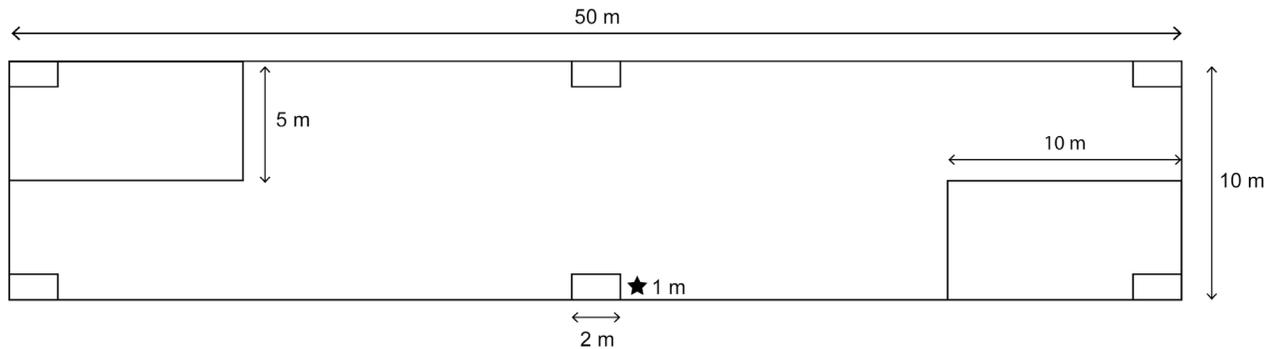
Por su lado, la Herramienta I3N propuesta para Latinoamérica, examina 28 criterios relacionados con el riesgo de establecimiento, impacto potencial y capacidad de manejo o control y define categorías de invasibilidad de acuerdo con un puntaje final y un nivel de incertidumbre, riesgo de invasión alto (entre 5.01 y 10.00), riesgo moderado (3.01-4.50), riesgo bajo (1.0-3.0) y si el taxón requiere un mayor análisis (4.56-5.00) (Zalba & Ziller 2008). Este método ha sido uno de los más difundidos y aplicados en Colombia (Cárdenas-López *et al.* 2010, 2017). En ambos sistemas, para aquellos criterios que no se pudieron responder a partir de los resultados de este estudio, se apoyó la calificación con base en literatura especializada.

## Resultados

*Floración y fructificación de C. ficifolia.* Se registró que las flores masculinas surgieron antes de las femeninas y en mayor proporción que éstas (6:2). El desarrollo de los botones florales inició entre siete y 12 semanas desde la emergencia de la plántula, y la floración a partir de las ocho y hasta las 16 semanas. Se observó que la apertura de las flores dura en promedio un día. En relación con la fructificación, sólo se registró producción de frutos en el borde de bosque con 3 a 4 frutos/m<sup>2</sup>. Éstos comenzaron a mostrar su forma y color a partir de la octava semana, iniciando su etapa de maduración en promedio a partir de las 12 semanas.

Se cosecharon 128 frutos elíptico a ovoides, 45 provenientes del interior del bosque y 83 del borde externo. Las circunferencias polares y los diámetros presentaron baja variabilidad ( $CV \leq 10\%$ ), con desviaciones de 6.91 cm y 1.76 cm con respecto a sus medias, que fueron de 77.02 cm y 17.59 cm, respectivamente. El peso de los frutos tuvo una variabilidad moderada ( $10\% \leq CV \leq 30\%$ ), y una desviación estándar de 1.07 kg alrededor de una media de 4.3 kg. Se registraron pesos que fluctuaron entre un mínimo de 1.8 kg y un máximo de 7.03 kg, sin embargo, el 77.34 % de los frutos tuvo un peso que osciló entre 3.05 y 5.75 kg ([Material suplementario 2](#)). Según las pruebas t de Student realizadas con base en muestras proporcionales, no se observaron diferencias significativas en la morfología de las calabazas recolectadas dentro del bosque en comparación con las del exterior.

## Establecimiento de *Cucurbita ficifolia* en relictos boscosos disturbados



**Figura 3.** Diagrama de las parcelas para el monitoreo de la vegetación presente en los bordes de los relictos de bosque.

**Producción y viabilidad de semillas.** *C. ficifolia* evidenció una maduración asincrónica de las semillas con una producción promedio de 368 semillas maduras/fruto y de 1,436 semillas/m<sup>2</sup>, con una viabilidad de hasta un 77 %. Con base en muestras proporcionales, se encontró una diferencia estadísticamente significativa,  $t(86) = -2.48$ ,  $P < 0.05$ , entre la producción de semillas al interior del bosque respecto a la del borde externo, siendo notablemente superior en el segundo ( $\bar{x}_{int}=401 > \bar{x}_{ext} = 328.8$ ). De igual forma, la viabilidad de las semillas entre las dos zonas fue significativamente diferente ( $U = 600.5$ ,  $P < 0.05$ ), siendo también superior en el borde externo. El tamaño medio según su ancho fue de 11.29 mm ( $10 \% \leq CV \leq 30 \%$ ) y según su largo fue de 18.18 mm ( $CV \leq 10 \%$ ). El peso presentó alta variabilidad ( $CV \geq 30 \%$ ) con una desviación de 0.17 g respecto a su media (0.45 g), aunque prevalecieron semillas con pesos inferiores a 0.58 g (82.9 %) ([Material suplementario 2](#)).

**Tiempos y potencial de germinación.** Cuatro de las cinco réplicas de semillas en papel húmedo alcanzaron un 10 % de germinación el segundo día, y a los 14 días sólo dos de éstas alcanzaron un 40 % de germinación. En los ensayos con tierra y vermiculita, *C. ficifolia* alcanzó un 100 % de germinación al término del experimento ([Material suplementario 2](#)). Se apreció, además un rápido crecimiento de las radículas que alcanzaron longitudes de hasta 18 cm en ocho días, y de las plántulas (en el ensayo con vermiculita) que llegaron a tener alturas de hasta 13 cm y con un notorio desarrollo de los cotiledones al completar dos semanas.

En campo, bajo los diferentes tratamientos en las parcelas experimentales, también se comprobó una moderada capacidad de germinación de *C. ficifolia*. Se apreció que, en las parcelas EC5 (remoción vegetación epigea) y EC6 (remoción vegetación epigea + hipogea) se obtuvo mayores porcentajes de germinación de la calabaza que en las demás parcelas (68 y 48 % respectivamente), indicando que esta especie puede crecer en áreas abiertas y en plena exposición solar. Sin embargo, en CTC1 (tratamiento control) el potencial de germinación (8 %) permitió inferir que pese a tener condiciones similares, la especie en lugares dominados por pastos u otras especies con potencial invasor se ve afectada por la competencia. El máximo potencial de germinación se alcanzó a los 46 días sin presentar cambios posteriores en las unidades muestrales ([Material suplementario 2](#)). Aun así, en condiciones de campo la velocidad de germinación fue menor respecto a lo observado en los ensayos bajo condiciones semicontroladas.

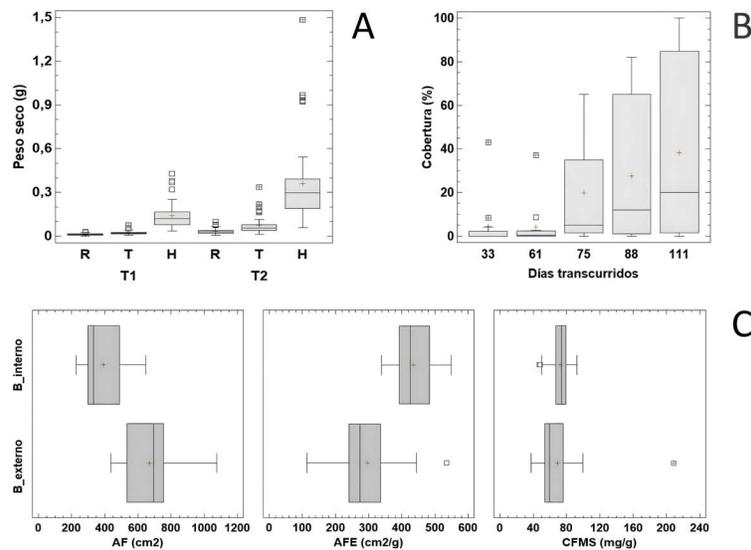
**Tasa de crecimiento y tiempo generacional mínimo.** *C. ficifolia* registró una tasa promedio de acumulación de biomasa de 0.06 g/día ( $TCR = 0.06 \pm 0.003 \text{ g} \times \text{g}^{-1} / \text{día}^{-1}$ ), es decir, entre el muestreo 1 y el muestreo 2 (15 días) las plántulas ganaron cerca de 0.92 g de masa. Aunque los datos mostraron una amplia dispersión ( $CV > 30 \%$ ) y valores atípicos, esta acumulación de materia fue más evidente con el desarrollo de tejido foliar (incluyendo peciolo) entre los muestreos ([Figura 4A](#)). Por otro lado, teniendo en cuenta el tiempo y potencial de germinación y los tiempos de floración y fructificación registrados, se estimó que el tiempo generacional mínimo para esta especie es de 196 días aproximadamente (7 meses).

*Capacidad de rebrote y de colonización.* Se observó que esta calabaza puede generar raíces adventicias nodales en contacto con el suelo. Sin embargo, bajo los tratamientos desarrollados *C. ficifolia* no logró regenerarse tras la eliminación por completo de la biomasa epigea e hipogea en áreas previamente colonizadas, ni pudo producir nuevos individuos a partir propágulos vegetativos introducidos en sitios sin presencia anterior de la especie. Por el contrario, si pudo asentarse a partir de semillas en las parcelas experimentales y bajo diferentes condiciones ambientales.

Respecto a la cobertura, se presentaron valores atípicos en las parcelas ubicadas en el borde interno y externo del bosque en los dos primeros monitoreos (33 y 61 días) debido a la ocurrencia de heladas en la zona que afectaron a los individuos. Esta especie logró una cobertura media de 38.35 % al término de los experimentos, y al menos diez parcelas en las que se registró su crecimiento no superaron una cobertura del 65 % (Q3) (Figura 4B). Las parcelas C5, C6, C7, C8 (borde externo bosque) evidenciaron el rápido crecimiento y la facultad que tiene *C. ficifolia* para la formación de parches en poco tiempo en exposición plena a las condiciones ambientales de la zona, estas tres últimas llegando a un 100 % de cobertura a los 111 días.

Un comportamiento similar se manifestó en las parcelas ubicadas en pastizales misceláneos con arbustos y árboles plantados, la especie luego de la emergencia de plántulas aumentó exponencialmente su cobertura, especialmente en la parcela EC6 (tratamiento: remoción vegetación epigea e hipogea). Sin embargo, en las parcelas CTC1 (control) y EC5 (tratamiento: remoción vegetación epigea) las plántulas perecieron por los eventos climáticos adversos mencionados y por el ramoneo por curies (*Cavia aperea*), cuyas poblaciones son abundantes en la zona (Material suplementario 2).

*Rasgos foliares evaluados en C. ficifolia.* Todos los rasgos presentaron una importante variabilidad en los datos en función del sitio de muestreo (Material suplementario 2). La AF exhibió una media mayor en el borde interno del bosque que en el externo ( $\bar{x}_{int} = 392.04 \text{ cm}^2 < \bar{x}_{ext} = 669.05 \text{ cm}^2$ ). En contraste, en el caso del AFE y el CFMS se observó



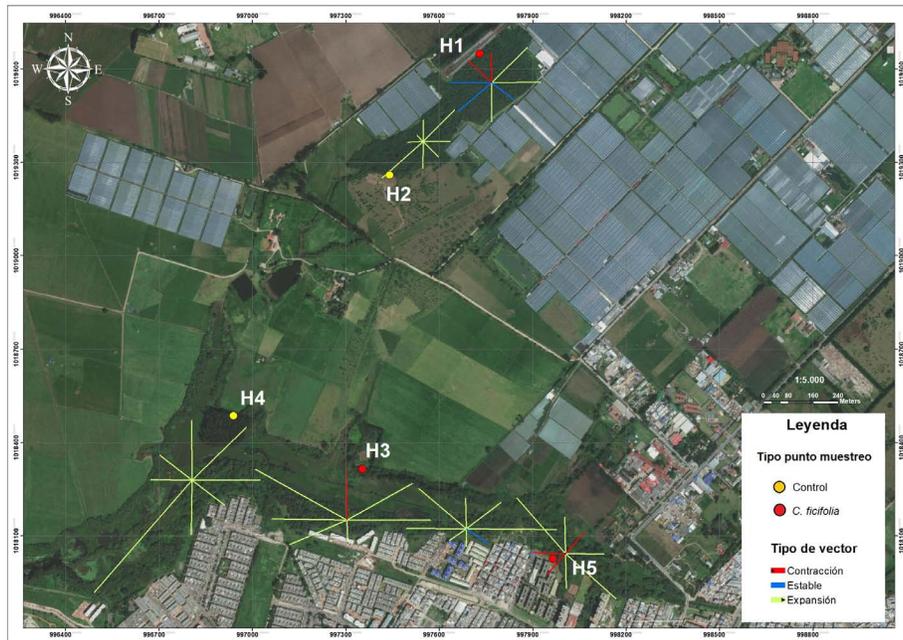
**Figura 4.** TCR y rasgos foliares de *C. ficifolia*. A) Distribución de los pesos secos (g) para los diferentes órganos de plántulas de *C. ficifolia* en un intervalo de 15 días. T1 = día 0, T2 = día 15, B) Porcentaje de cobertura de *C. ficifolia* alcanzada en las parcelas experimentales durante los monitoreos, C) Distribución de los valores registrados de AF, AFE y CFMS para *C. ficifolia* en los bordes interno y externo del Bosque Las Mercedes.

lo contrario (AFE:  $\bar{x}_{int} = 434.84 \text{ cm}^2/\text{g} > \bar{x}_{ext} = 295.87 \text{ cm}^2/\text{g}$ ; CFMS:  $\bar{x}_{int} = 72.08 \text{ mg/g} > \bar{x}_{ext} = 69.49 \text{ mg/g}$ ). En el borde interno, los valores de AF variaron entre 228.31 cm<sup>2</sup> y 647.88 cm<sup>2</sup>, el AFE entre 339.28 cm<sup>2</sup>/g y 548.01 cm<sup>2</sup>/g, y el CFMS desde 47.06 hasta 92.47 mg/g. En el borde externo, AF osciló entre 437.35 cm<sup>2</sup> y 1,076.42 cm<sup>2</sup>, AFE entre 113.86 cm<sup>2</sup>/g y 534.39 cm<sup>2</sup>/g y el CFMS se mantuvo en el rango de 37.37 mg/g a 208.60 mg/g, con algunos valores atípicos superiores (Figura 4C). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en AF y AFE

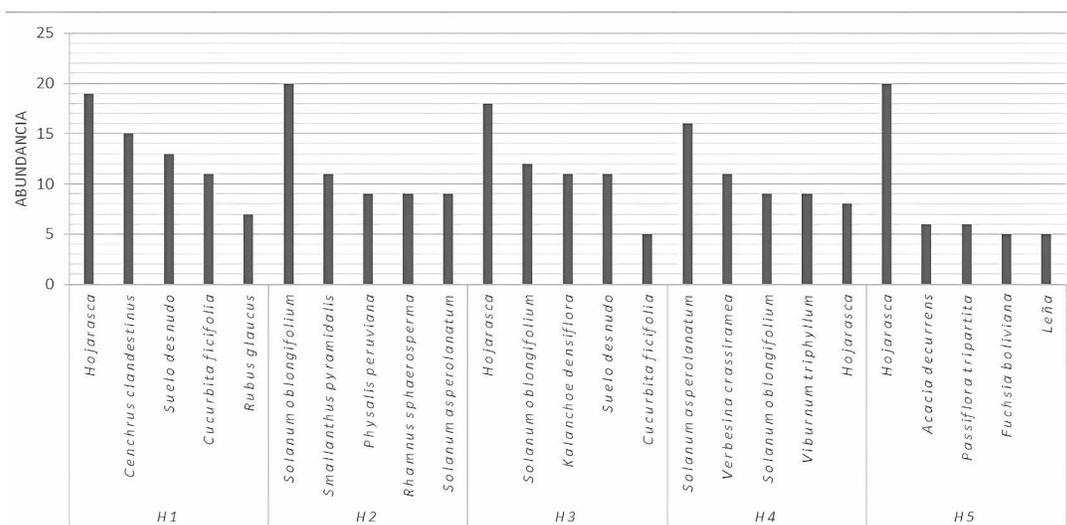
## Establecimiento de *Cucurbita ficifolia* en relictos boscosos disturbados

con respecto al sitio de muestreo (AF:  $U = 570$ ,  $P < 0.05$ ; AFE:  $t[48] = 5.95$ ,  $P < 0.05$ ). Así mismo, en ambos bordes se apreció una correlación negativa moderada entre AFE y CFMS (borde interno: Pearson ( $r$ ) =  $-0.67$ ,  $P < 0.05$ ; borde externo: Spearman ( $\rho$ ) =  $-0.77$ ,  $P < 0.05$ ).

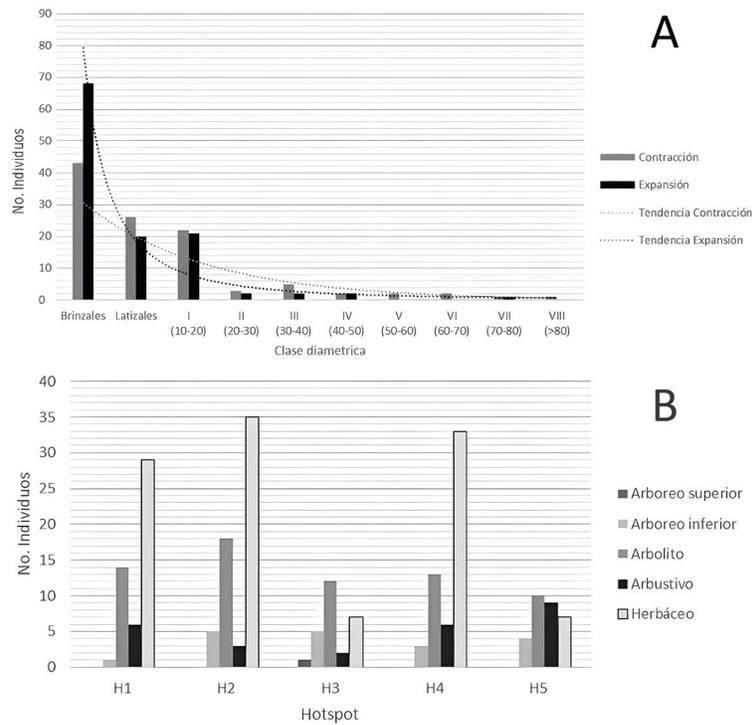
*Impactos ecológicos encontrados a nivel de ecosistema.* Los vectores de expansión/contracción, se graficaron a partir del índice espectral de vegetación RVI, el cual presentó el mayor contraste frente al cambio en los parches de bosque entre el año 2009 al 2021. Los vectores demostraron que en las zonas donde hay presencia de *C. ficifolia* se presentó una contracción del índice RVI que estima la biomasa e índice de área foliar. Por el contrario, en los puntos de control los vectores mostraron una expansión del índice de vegetación (Figura 5).



**Figura 5.** Vectores de expansión/contracción. Los puntos de muestreo H2 y H4 corresponden a los controles, mientras que H1, H3 y H5 corresponden a los puntos con presencia de *C. ficifolia*.



**Figura 6.** Coberturas dominantes en cada punto de muestreo. (H1-H3-H5) puntos con presencia de *C. ficifolia*, (H2-H4) puntos de control.



**Figura 7.** Estructura vegetal de los relictos boscosos. A) Estructura horizontal por tipo de punto de muestreo. Contracción (Control) - Expansión (Presencia *C. ficifolia*), B) Estructura vertical por tipo de punto de muestreo. (H1-H3-H4) Puntos con presencia de *C. ficifolia*, (H2-H4) Puntos de control.

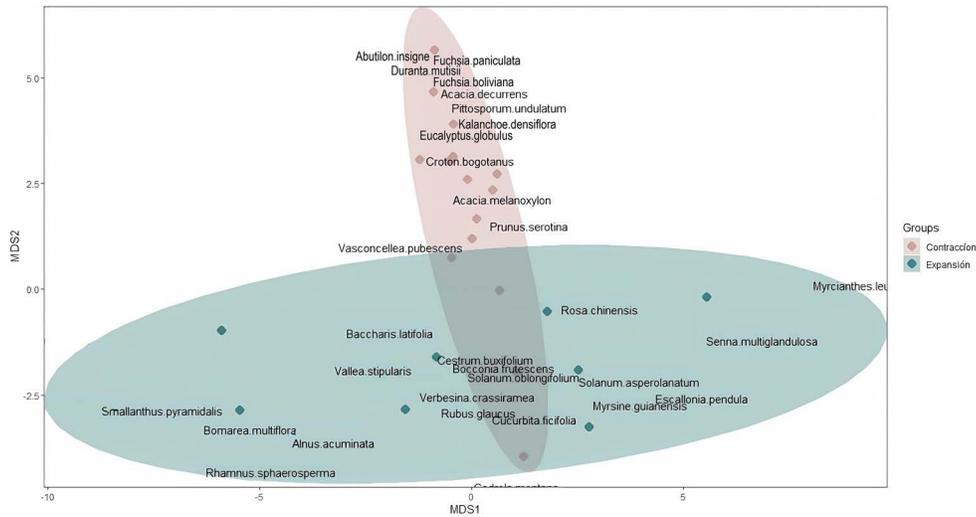
En cuanto al monitoreo de insectos polinizadores, la presencia de *C. ficifolia* no influyó significativamente en la diversidad de especies (ANOSIM,  $R = 0.0314$ ,  $P = 0.222$ ), sin embargo, se observó una alta relación de algunas especies frente a la presencia de *C. ficifolia*, como es el caso de *Apis mellifera* y *Tipula* sp., mientras que las especies *Culex* sp., *Panyapedaliodes* sp. y *Cryptopalpus ornatus*, se encontraron en mayor medida en los puntos de control. Por otro lado, la presencia de *C. ficifolia* aumentó significativamente la abundancia de polinizadores (ANOSIM,  $R = 0.1858$ ,  $P = 0.001$ )

En lo que respecta a la caracterización de vegetación, en particular la regeneración natural, se hizo evidente la dominancia de coberturas no vegetales, como suelo desnudo y hojarasca, en los tres puntos con presencia de *C. ficifolia*. Además, se observó una presencia importante de especies con potencial invasor, tales como *Cenchrus clandestinus*, *Kalanchoe densiflora*, *Acacia decurrens* y *Passiflora tripartita* (nativa). Por otro lado, en los puntos de control se registró una mayor presencia de especies nativas como *Solanum oblongifolium*, *Solanum asperolanatum*, *Verbesina crassiramea* (nativas), entre otras (Figura 6).

La estructura horizontal, según el tipo de punto de monitoreo, reveló que ambos registraron un mayor número de individuos en las clases diamétricas inferiores. Sin embargo, en los puntos de control, se observó una tendencia de la curva que se ajusta más a la típica forma de “J” invertida (Figura 7A). En cuanto a la estructura vertical, no se apreciaron diferencias importantes en los cuatro estratos superiores; no obstante, el estrato herbáceo mostró un menor número de individuos en los puntos asociados con *C. ficifolia* (Figura 7B). Es importante destacar que *C. ficifolia* no estuvo presente en los monitoreos de vegetación, debido a su hábito de crecimiento y estrategias de propagación, ya que se presenta colonizando las copas de los árboles (Material suplementario 1).

El escalonamiento métrico no multidimensional de la composición de especies mostró diferencias significativas entre los puntos de expansión (controles) frente a los de contracción (asociados con *C. ficifolia*) (ANOSIM,  $R = 0.5352$ ,  $P = 0.001$ ). Por otra parte, se observó que las especies *Senna multigladulosa*, *Myrcianthes leucoxylla* y *Alnus*

## Establecimiento de *Cucurbita ficifolia* en relictos boscosos disturbados

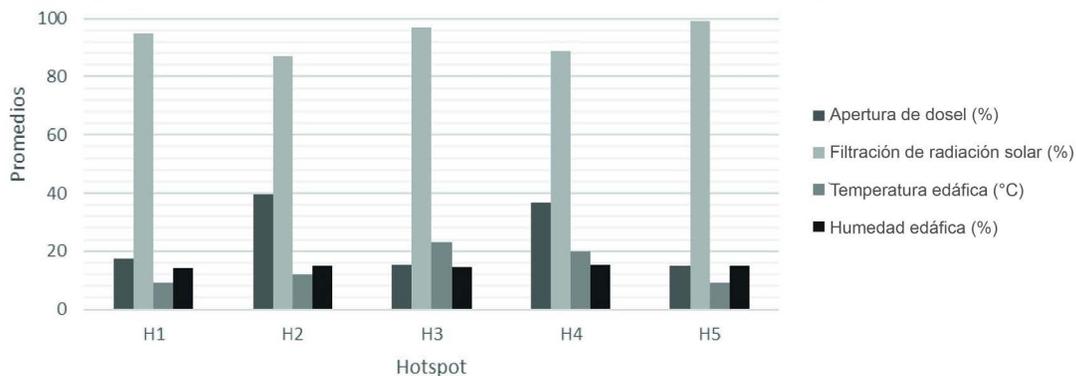


**Figura 8.** Composición de especies vegetales en los puntos de contracción y expansión a partir del escalonamiento métrico multidimensional

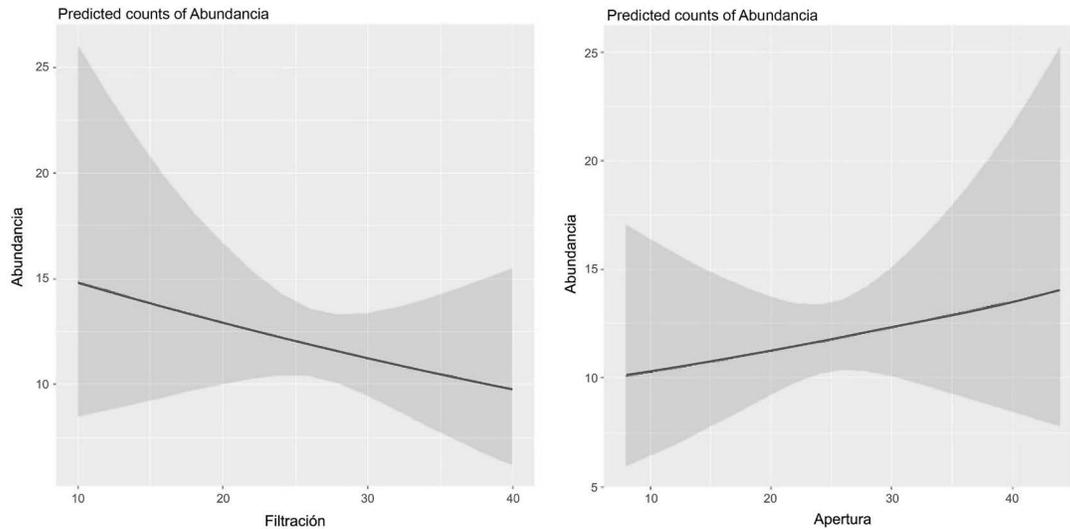
*acuminata* (todas nativas) estuvieron relacionadas en mayor medida con la ausencia de *C. ficifolia*. En contraste *Acacia melanoxylon* (exótica), *Duranta mutisii* (nativa), *Pittosporum undulatum*, y *Abutilon insigne* (exóticas), presentaron una mayor abundancia en las zonas dominadas por la calabaza (Figura 8).

No se observaron diferencias en cuanto a la humedad y temperatura del suelo entre los puntos con presencia de *C. ficifolia*. Por otro lado, se registró una reducción significativa en la disponibilidad de luz en los puntos con *C. ficifolia*, en contraposición a una menor apertura del dosel en estos mismos puntos (Figura 9). En este contexto, se encontró una correlación significativa tanto entre la filtración de luz (Mantel statistic  $R = 0.0449$ ,  $P = 0.009$ ), como de la apertura del dosel (Mantel statistic  $R = 0.4074$ ,  $P < 0.001$ ) y la riqueza y abundancia de la vegetación (Figura 10). Por otro lado, ni la temperatura edáfica (Mantel statistic  $R = 0.0994$ ,  $P > 0.05$ ) ni la humedad del suelo (Mantel statistic  $R = 0.0994$ ,  $P > 0.05$ ) se relacionaron de manera significativa con la composición observada.

**Riesgo de invasión de *C. ficifolia*.** Esta calabaza obtuvo un total de 23 puntos en el Sistema WRA-A (Material suplementario 3). Se respondieron 39 de los 49 criterios de evaluación, 12 sobre idoneidad bioclimática y 28 sobre la biología y ecología de la especie. Esta elevada puntuación ( $> 6$ ) sugiere que *C. ficifolia* sería rechazada en una evaluación pre-fronteriza por el alto riesgo de invasión que supone.



**Figura 9.** Promedios de las variables ambientales por en cada punto de muestreo. H1-H3-H5 = puntos con presencia de *C. ficifolia*, H2-H4 = puntos de control.



**Figura 10.** Correlación de apertura de dosel y filtración de luz, frente a la composición de la vegetación

La evaluación mediante la herramienta I3N también reveló que esta calabaza presenta un alto riesgo de invasión para el área de estudio puesto que cumplió con el 86.2 % de las variables de análisis propuestas por este método (puntaje total: 5.71). Se respondieron nueve de los diez criterios relacionados con el riesgo de establecimiento e invasión, diez de los 11 relacionados con los impactos potenciales y seis de los ocho asociados con su factibilidad de control ([Material suplementario 3](#)). El nivel de incertidumbre fue del 17.24 %, pues no se cuenta con información publicada sobre los mecanismos de dispersión natural de las semillas de la especie o de su potencial alelopático, de si puede o no establecer bancos de semillas, o respecto a cuál podría ser su respuesta ecológica a disturbios como el fuego

## Discusión

Se comprobó que esta calabaza no sólo reúne varios rasgos biológicos y ecológicos que le han permitido establecerse exitosamente en un área disturbada con relictos boscosos y bajo proceso de restauración ecológica, sino que además ha generado cambios en su composición, estructura y función ecosistémica. Estos resultados junto con las evaluaciones de riesgo realizadas apoyan la idea de que *C. ficifolia* debe reconocerse como una especie altamente invasora que requiere de estrategias de manejo y control, en esta y en otras áreas de importancia ambiental de Bogotá D.C.

Los tiempos de floración y fructificación registrados para *C. ficifolia* fueron muy variables respecto de los reportados por Cañedo-Torres *et al.* (2020), quienes encontraron que las flores pueden emerger entre las siete y las 15 semanas y la floración sucede entre las ocho y 12 semanas y la formación de los frutos desde la diez hasta las 16 semanas. No obstante y pese a que el tiempo generacional mínimo estimado para esta enredadera fue un 8.9 % más largo que lo referido por Barrera & Trujillo (1999) (180 días desde la siembra), el hecho de que pueda producir frutos en menos de un año hace más complejo su control y aumenta el riesgo de invasión (Zalba & Ziller 2008).

La variabilidad de los frutos observada en esta especie contrasta con lo reportado por Delgado *et al.* (2014) en el norte de Perú quienes registraron calabazas con circunferencias polares de hasta 40 cm, evidenciando que, en Las Mercedes, esta planta puede desarrollar frutos de mayores dimensiones. En cuanto a la morfología y patrones de coloración del epicarpio, estos coincidieron con las descripciones proporcionadas por los mencionados autores. Así mismo, aunque la producción de semillas/fruto fue similar a lo estimado por Hernández-Bermejo & León (1994), el peso medio de estas fue menor a lo estimado también por Delgado *et al.* (2014) (25.2 g, promedio de 100 unidades).

Se reconoce que las especies exóticas invasoras manifiestan plasticidad fenotípica, lo que les permite tener un nicho ecológico más amplio que las especies nativas y tolerar la heterogeneidad ambiental, ya que ajustan su feno-

tipo sin la necesidad de un cambio genético (Hiatt & Flory 2020). La diversidad morfológica observada en los frutos y semillas de *C. ficifolia* puede ser producto de dicha plasticidad, pues se considera que la heterogeneidad ambiental que engloba a la variabilidad climática y del hábitat, es el principal impulsor de la variabilidad intraespecífica (Kuppler *et al.* 2020). Sin embargo, tales cambios en esta y otras cucurbitáceas domesticadas podría obedecer además a un componente genético heredable durante el intercambio generacional, por lo que la producción de frutos y semillas con pesos, tamaños y patrones de coloración contrastantes en áreas cercanas podría sugerir la coexistencia de poblaciones de más de una variedad de *C. ficifolia* (Barrera-Redondo *et al.* 2020).

Registros arqueológicos indican que, durante el Pleistoceno, las especies de *Cucurbita* pudieron ser dispersadas por grandes mamíferos y que posterior a la extinción de esta megafauna, su domesticación durante el Holoceno como estrategia adaptativa, les permitió prosperar en diferentes hábitats perturbados y con nichos diversos (Kistler *et al.* 2015). Durante la investigación no se observó que los frutos ni las semillas fueran consumidas o dispersadas por aves o por los mamíferos registrados en el área (*Cavia aperea*, *Didelphis pernigra* entre otros), por lo que la constante producción de calabazas, que además no están siendo aprovechadas (para alimento humano, p. ej.), representa una fuerte presión de propágulos en la zona, lo que ha promovido la persistencia de la especie (Lockwood *et al.* 2009, Barrera-Redondo *et al.* 2020). Los primeros registros de *C. ficifolia* colonizando los bordes del Bosque Las Mercedes datan de 2012 (Borrás 2013) y es altamente probable que los porcentajes de cobertura registrados en las parcelas experimentales estuvieran influenciados por tal aporte constante de propágulos.

La elevada producción de semillas con cortos tiempos de germinación se asocia con un mayor éxito invasivo (Giorgia & Pyšek 2017). Los resultados obtenidos con *C. ficifolia* coinciden con lo reportado por Mora-Gutiérrez (1988), quién documentó la germinación de semillas en 60 horas (2.5 días) y la formación de plántulas autosuficientes en 10 a 12 días. Se ha encontrado que plántulas de especies invasoras provenientes de semillas grandes y de mayor masa en comparación con las de las plantas nativas, tienen una probabilidad más alta de supervivencia en áreas con recursos fluctuantes en sus primeras fases de crecimiento, tal y como ocurre con esta calabaza, y que además, este tipo de semillas podría ser el resultado de la ausencia de herbívoros especializados (Daws *et al.* 2007).

La capacidad de reproducción vegetativa y de rebrote son también dos de los rasgos ecológicos comunes en plantas invasoras. Aunque se ha sugerido que las especies de *Cucurbita*, al tener la capacidad de desarrollar raíces adventicias en contacto con el suelo pueden también reproducirse de manera vegetativa (Foster 1964, Bemis & Whitaker 1969), los resultados obtenidos mostraron que, bajo condiciones de campo, la vía de reproducción de *C. ficifolia* es predominantemente sexual, tal y como lo habían mencionado Hernández-Bermejo & León (1994) para esta y otras cucurbitáceas cultivadas. Sin embargo, se observó que sí es capaz de rebrotar a partir de raíces principales previamente establecidas (biomasa hipogea), por lo que es probable que la aparición de tales raíces adventicias sea una respuesta de la calabaza a las condiciones de estrés biótico y abiótico durante su crecimiento, pues no sólo le confieren un mayor soporte estructural, sino que le permiten ser más eficiente en la captura y transporte de nutrientes (Steffens & Rasmussen 2016).

De igual forma y asociado con los cambios en sus estrategias reproductivas, las especies exóticas invasoras también pueden tener altas TRC facilitándoles consolidar grandes poblaciones en poco tiempo durante su fase de establecimiento (Pyšek & Richardson 2007), tal y como se observó en *C. ficifolia* con el rápido aumento de su cobertura vegetal y con la conformación de parches densos en las parcelas en el borde del Bosque Las Mercedes. Si bien, durante los primeros estadios, el crecimiento vegetativo suele tener una dinámica exponencial y refleja por lo general un comportamiento indeterminado (Peil & Galvez 2005), para estas especies el aumento de tamaño en términos de biomasa en periodos cortos de tiempo les confiere una ventaja ecológica sobre la vegetación nativa (Villar *et al.* 2004). En *C. ficifolia* pese a que su TCR fue concordante con lo reportado para otras especies de este género en periodos de crecimiento similares (Sedano *et al.* 2005), su plasticidad fenotípica también fue evidente con la acumulación de biomasa que se destinó para la formación de hojas (casi en un 70 %), comportamiento registrado también en otras cucurbitáceas (Sedano-Castro *et al.* 2005, Barrientos-Llanos *et al.* 2015).

En este sentido, la correlación negativa que se encontró entre la AFE y el CMFS reflejan también la adaptación de *C. ficifolia* a la heterogeneidad ambiental de Las Mercedes, pues los bordes de bosques tienden a ser ambientes

de transición donde la luz, la humedad y la disponibilidad de nutrientes son fluctuantes (López-Barrera 2004). Esta relación sugiere que esta calabaza al tener hojas grandes y delgadas no sólo está maximizando la captación de luz en condiciones limitantes (borde interno) sino que además puede minimizar el daño foliar que el estrés térmico pueda generar (borde externo) (Valladares *et al.* 2004). Esta habilidad para crecer bajo sombra es un rasgo distintivo de taxones con alto riesgo de invasión y que se encuentran dominando bordes boscosos (Dlugos *et al.* 2015).

De acuerdo con las mediciones de intensidad lumínica y apertura del dosel en los relictos boscosos estudiados, se confirmó que la presencia de *C. ficifolia* limita la entrada de luz al sotobosque al generar una capa densa de vegetación sobre la copa de los árboles maduros. Los resultados mostraron una menor disponibilidad de luz en los puntos donde hubo contracción de los vectores derivados del RVI. Tal deficiencia en la entrada de luz influyó significativamente en la abundancia y riqueza de la vegetación, las cuales fueron menores en las zonas con *C. ficifolia* en comparación con los puntos de control, coincidiendo con los valores descendentes del RVI.

Esta relación inversa entre la entrada de luz y la composición de la vegetación se debe a que las plántulas para poder permanecer y desarrollarse en el sotobosque deben sobrevivir a periodos cambiantes de estrés abiótico (por luz, fluctuación de la humedad, inundaciones, disponibilidad de recursos edáficos) y biótico (por herbivoría, ataques por patógenos y competencia con otras especies), y usualmente estos factores conllevan a altas tasas de mortalidad en los primeros estadios de crecimiento. Las limitaciones en el factor luz, especialmente su intensidad y calidad, que son vitales para el crecimiento de las plantas por su influencia en la tasa fotosintética, pueden generar serias alteraciones en la composición, estructura y sucesión natural del bosque (Prieto *et al.* 2005, Canales *et al.* 2013). Dicha influencia se vio reflejada, no sólo con la baja abundancia de individuos en el estrato herbáceo en los puntos de contracción (asociados con *C. ficifolia*), sino también con la estructura horizontal que no siguió un patrón de “J” invertida, característico de bosques con buena capacidad de remplazo de sus comunidades vegetales en el tiempo. Estas alteraciones de la composición y estructura de la vegetación son típicas y bien conocidas para especies exóticas invasoras (Levine *et al.* 2003), beneficiando como se observó, la abundancia de otras especies similares (Braga *et al.* 2018). Sin embargo, impactos de este tipo causados por especies domesticadas, no están documentados.

Respecto a otros servicios ecosistémicos, en las zonas asociadas con *C. ficifolia* se registró alta abundancia de polinizadores en el borde del bosque, lo que podría considerarse un indicador de conectividad potencial (Calabrese & Fagan 2004, Crooks & Sajayan 2006). Esto se puede explicar si se tiene en cuenta que las especies de *Cucurbita* presentan glándulas nectaríferas en las flores que se relacionan con la polinización, además de glándulas en partes vegetativas relacionadas con la atracción de himenópteros (López-Anido & Vesprini 2007). Por otro lado, esta abundancia de polinizadores coincide con una mayor proporción de individuos vegetales nativos en estado de fructificación, lo que tiene sentido, si se tiene en cuenta que la mayoría de las plantas depende exclusivamente de los insectos polinizadores (De la Peña *et al.* 2018, Gallai *et al.* 2009).

Teniendo en cuenta lo anterior, se podría afirmar que la abundante presencia de esta especie puede favorecer la polinización de la vegetación nativa que comparte el espacio. Sin embargo, en términos de la sucesión vegetal, no es suficiente tener un aporte de propágulos, si no se puede dar un reclutamiento efectivo de las plántulas por ausencia de recursos como la luz, como es el caso de las zonas donde domina *C. ficifolia*. Adicionalmente, los muestreos mostraron una baja diversidad de polinizadores, concentrada en algunas especies como *Apis mellifera* que, al ser una especie no nativa y generalista, puede afectar la biota nativa interfiriendo con las interacciones planta-polinizador previamente establecidas (Goulson 2003, Winter *et al.* 2006, Baena-Díaz *et al.* 2022).

En cuanto a gestión se refiere, la identificación y el control de especies exóticas invasoras es prioritario en el manejo de áreas protegidas y es un pilar de acción en los proyectos de restauración ecológica. Sin embargo, es un proceso que requiere de importantes inversiones técnicas y financieras a largo plazo con un nivel de incertidumbre considerable, ya que los impactos generados por estos organismos no son estáticos en un contexto espaciotemporal y pueden evolucionar en eventos cascada teniendo en cuenta el creciente cambio global (Weidlich *et al.* 2020, Dai *et al.* 2022). Este estudio es uno de los primeros en abordar el riesgo de invasión de especies domesticadas y escapadas de cultivo en un contexto de restauración ecológica en Colombia y con el que se expone la importancia de abordar la temática con un enfoque multifacético que involucre no sólo los aspectos biológicos del taxón en concreto sino tam-

bién las diferentes interacciones entre especies y con los demás componentes del ecosistema (Forner *et al.* 2022). A la luz de los resultados obtenidos, es probable que la calabaza que se ha reportado como invasora en algunos humedales urbanos de Bogotá (Díaz-Espinosa *et al.* 2012) sea *C. ficifolia* y no *Cucurbita pepo* L., por lo que la corroboración de su identidad taxonómica podría ampliar la información sobre el comportamiento de esta especie en otro tipo de ambientes en la región.

El desconocer las interacciones entre especies, sumado a un control basado en un taxón específico puede originar el aumento de la abundancia y la sinergia entre otras especies invasoras presentes en las áreas e incluso afectar la biota nativa al alterar ciertos procesos ecosistémicos (Dai *et al.* 2020, Forner *et al.* 2022). En este sentido, es importante evaluar el proceso de invasión en contraste con la dinámica poblacional de las especies nativas, pues estas pueden brindar un marco comparativo para discernir de mejor manera la fenología y los requerimientos ecológicos que promueven el éxito de las invasoras (Hess *et al.* 2019). Conforme se contemplen tales aristas, este tipo de estudios permitirán mejorar no sólo los protocolos actuales de control de plantas exóticas invasoras, sino que pueden ser el soporte para el desarrollo de nuevas estrategias de gestión eficientes con bajos impactos sobre la biodiversidad.

### Material Suplementario

El material suplementario de este artículo puede ser consultado aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3426>

### Agradecimientos

Los autores agradecen al equipo de la Línea de Investigación en Restauración Ecológica de la Subdirección Científica del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, quienes apoyaron los montajes experimentales, recolección y registro de datos en campo.

### Literatura citada

- Alcaldía Mayor de Bogotá. 2004. Decreto 190 de 2004. Por medio del cual se compilan las disposiciones contenidas en los Decretos Distritales 619 de 2000 y 469 de 2003. *Registro Distrital* 3122, 22 de junio de 2004. <https://www.alcaldiabogota.gov.co/sisjur/normas/Norma1.jsp?i=13935> (accessed March 16, 2021)
- Baena-Díaz F, Chévez E, Ruiz de la Merced F, Porter-Bolland L. 2022. *Apis mellifera* en México: producción de miel, flora melífera y aspectos de polinización. Revisión. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* **13**: 525-548. DOI: <https://doi.org/10.22319/rmcp.v13i2.5960>
- Barnett DT, Stohlgren TJ. 2003. A nested-intensity design for surveying plant diversity. *Biodiversity and Conservation*, **12**: 255-278. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1021939010065>
- Barrera-Redondo J, Hernández-Rosales HS, Cañedo-Torres V, Aréstegui-Alegria K, Torres-Guevara J, Parra F, Torres-García I, Casas A. 2020. Variedades locales y criterios de selección de especies domesticadas del género *Cucurbita* (Cucurbitaceae) en los Andes Centrales del Perú: Tomayquichua, Huánuco. *Botanical Sciences*, **98**: 101-116. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2239>
- Barrera N, Trujillo R. 1999. *La Victoria, Bolo, Mejicano o Calabaza Cucurbita ficifolia: Otro recurso genético que debemos rescatar*. Palmira: Programa Nacional de Transferencia Tecnológica Agropecuaria - Universidad Nacional de Colombia. <https://es.scribd.com/document/422454076/El-Cultivo-de-Calabaza-Victoria-Bolo-o-Mejicano> (accessed October 19, 2021)
- Barrientos-Llanos H, del Castillo-Gutiérrez CR, García-Cárdenas M. 2015. Análisis de crecimiento funcional, acumulación de biomasa y translocación de materia seca de ocho hortalizas cultivadas en invernadero. *Revista de Investigación e Innovación Agropecuaria y de Recursos Naturales* **2**: 76-86.

- Bemis WP, Whitaker TW. 1969. The xerophytic *Cucurbita* of northwestern Mexico and southwestern United States. *Madroño* **20**: 33-41.
- Borrás M. 2013. Caracterización de la vegetación para la restauración ecológica de áreas degradadas del Distrito Capital y la región. Bosque Las Mercedes, Localidad de Suba. [Informe técnico, CTO-JBB-1031-2012]. Bogotá DC: Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis.
- Braga RR, Gómez-Aparicio L, Heger T, Vitule JRS, Jeschke JM. 2018. Structuring evidence for invasional meltdown: broad support but with biases and gaps. *Biological Invasions* **20**: 923-936. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1582-2>
- Calabrese JM, Fagan WF. 2004. A guide to comparison-shopper's connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**: 529-536. DOI: [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0529:ACGTCM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0529:ACGTCM]2.0.CO;2)
- Canales A, Ceroni A, Domínguez G, Castillo A. 2013. Respuesta de la regeneración natural de la *Uncaria tomentosa* (Willd) D.C. "Uña de gato", al efecto de la luz en ecosistemas boscosos primarios intervenidos dentro del Bosque Nacional Alexander Von Humboldt, Pucallpa - Perú. *Ecología Aplicada* **12**: 99-109.
- Cañedo-Torres V, Medina-Hinostroza T, Amanzo-Alcántara J, Álvarez-Alonso J. 2020. Línea de base de la diversidad de la calabaza y el zapallo peruano con fines de bioseguridad. Lima: Ministerio del Ambiente. <https://repositoriodigital.minam.gob.pe/handle/123456789/638> (accessed October 19, 2021)
- Cárdenas-López D, Castaño N, Cárdenas-Toro J. 2010. Análisis de riesgo de especies de plantas introducidas para Colombia. In: Baptiste MP, Castaño N, Cárdenas-López D, Gutiérrez FP, Gil DL, Lasso CA, eds. *Análisis de Riesgo y Propuesta de Categorización de Especies Introducidas para Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, pp. 51-71. ISBN: 978-958-8343-46-4
- Cárdenas-López D, Baptiste MP, Castaño N, eds. 2017. *Plantas exóticas con alto potencial de invasión en Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. ISBN: 978-958-5418-09-7
- Cárdenas-López D, Castaño-Arboleda N, Cárdenas-Toro J, eds. 2011. *Plantas introducidas, establecidas e invasoras en Amazonia colombiana*. Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - Sinchi. ISBN: 978-958-8317-71-7
- CAR [Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca]. 2014. Acuerdo No. 21 de 2014. Adopción del Plan de Manejo Ambiental de la Reserva Forestal Regional Productora del Norte de Bogotá, D.C. 'Thomas Van der Hammen'. *Diario Oficial* No. 49317, 23 de septiembre de 2014. <https://www.alcaldiabogota.gov.co/sisjur/normas/Normal.jsp?dt=S&i=65443> (accessed March 16, 2021)
- Cosmulescu S, Scricieiu F, Manda M. 2020. Determination of leaf characteristics in different medlar genotypes using the ImageJ program. *Horticultural Science* **47**: 117-121. DOI: <https://doi.org/10.17221/97/2019-HORTSCI>
- Crooks K, Sanjayan RM. 2006. Connectivity Conservation: Maintaining Connections for Nature. In: Crooks K, Sanjayan RM, eds. *Connectivity Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 1-20. ISBN: 9780511754821
- Dai ZC, Wan LY, Qi SS, Rutherford S, Ren GQ, Wan JS, Du DL. 2020. Synergy among hypotheses in the invasion process of alien plants: a road map within a timeline. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **47**: 125575. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125575>
- Dai ZC, Zhu B, Wan JS, Rutherford S. 2022. Global Changes and Plant Invasions. *Frontiers in Ecology and Evolution* **10**: 845816. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.845816>
- Daws MI, Hall J, Flynn S, Pritchard HW. 2007. Do invasive species have bigger seeds? Evidence from intra- and inter-specific comparisons. *South African Journal of Botany* **73**: 138-143. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2006.09.003>
- Delgado GE, Rojas C, Sencie-Tarazona Á, Vásquez L. 2014. Caracterización de frutos y semillas de algunas cucurbitáceas en el norte del Perú. *Revista Fitotecnia Mexicana* **37**: 7-20.
- de la Peña E, Pérez V, Alcaraz L, Lora J, Larrañaga N, Hormaza J. 2018. Pollinators and pollination in subtropical fruit crops: management and implications for conservation and food-security. *Ecosistemas* **27**: 91-101. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.1480>

- Díaz-Espinosa AM, Díaz-Triana JE, Vargas-Ríos O, eds. 2012. *Catálogo de plantas invasoras de los humedales de Bogotá*. Bogotá, Colombia: Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia y Secretaría Distrital de Ambiente. ISBN: 978-958-761-370-4
- Dlugos DM, Collins H, Bartelme EM, Drenovsky RE. 2015. The non-native plant *Rosa multiflora* expresses shade avoidance traits under low light availability. *American Journal of Botany* **102**: 1323-1331. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1500115>
- Dobbs AM, Reberg-Horton SC, Snyder LU, Leon RG. 2022. Assessing weediness potential of *Brassica carinata* (A.) Braun in the southeastern United States. *Industrial Crops and Products* **188**: 115611. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.115611>
- Espinosa M. 1972. *Alcances sobre las condiciones de luz como factor importante en la regeneración natural del bosque tipo Raulí (Nothofagus alpina), y Coigüe (Nothofagus dombeyi)*. BSc Thesis. Universidad Austral, Valdivia, Chile.
- Fajardo-Gutiérrez F, Moreno D, Medellín-Zabala D, Rodríguez-Calderón A, Urbano-Apraez S, Vargas C, Orejuela A, Muñoz JA, Jara-Muñoz A, Rivera-Díaz O, Ávila F, Valencia-Duarte J, Marín C, Montoya-Quiroga Á, Rivera-Daza Y, Cabrera-Amaya, D, Calbi M, Brokamp, G, Borsch, T, Contreras-Ortiz N, Castro C, Ramírez-Narváez P, Reina M, del Risco, A, Orozco, N, Currea S, Ruíz O, Sarmiento C, Ariza, W, Bernal J, Portillo A, Paternina F, Castillo J, Estrada, D, Canal, D, Diazgranados, M, Celis M. 2020. Inventario de la Flora vascular de Bogotá DC, Colombia. *Perez-Arbelaezia* **21**: 25-57.
- Forner WG, Zalba SM, Guadagnin DL. 2022. Methods for prioritizing invasive plants in protected areas: A systematic review. *Natural Areas Journal* **42**: 69-78. DOI: <https://doi.org/10.3375/20-47>
- Foster RE. 1964. Vegetative propagation of cucurbits. *Journal of the Arizona Academy of Science* **3**: 90-93. DOI: <https://doi.org/10.2307/40022365>
- Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissiere BE. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* **68**: 810-821. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Gioria M, Pyšek P. 2017. Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions* **19**: 1055-1080. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1349-1>
- Gordon DR, Mitterdorfer B, Pheloung PC, Ansari S, Buddenhagen C, Chimera C, Daehler C, Dawson W, Denslow J, LaRosa A, Nishida T, Onderdonk D, Panetta F, Pysek P, Randall R, Richardson, D, Tshidada N, Virtue J, Williams PA. 2010. Guidance for addressing the Australian weed risk assessment questions. *Plant Protection Quarterly* **25**: 56-74.
- Goulson D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**: 1-26. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355>
- Hernández-Bermejo J, León J, eds. 1994. *Neglected crops: 1492 from a different perspective*. FAO Plant Production and Protection, No. 26. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations. ISBN: 92-5-103217-3
- Herrick JE, Garcia-Moya W, Bestelmeyer BM, Sundt P, Barnes WS. 2006. Arid and semiarid rangeland monitoring in North America. *Science et Changements Planétaires/Sécheresse* **17**: 235-41.
- Hess MC, Mesléard F, Buisson E. 2019. Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering* **127**: 48-57. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.11.011>
- Hiatt D, Flory SL. 2020. Populations of a widespread invader and co-occurring native species vary in phenotypic plasticity. *New Phytologist* **225**: 584-594. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16225>
- Heilmeyer H. 2019. Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes. *Flora* **254**: 1-11. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.04.004>
- Hui C, Richardson DM, Landi P, Minoarivelo HO, Garnas J, Roy HE. 2016. Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions* **18**: 971-983. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1076-7>
- Jennings SB, Brown ND, Sheil D. 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: Canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* **72**: 59-73. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>

- Kingsolver JC. 1999. Experimental analyses of wing size, flight, and survival in the western white butterfly. *Evolution* **53**: 1479-1490. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb05412.x>
- Kistler L, Newsom LA, Ryan TM, Clarke AC, Smith BD, Perry GH. 2015. Gourds and squashes (*Cucurbita* spp.) adapted to megafaunal extinction and ecological anachronism through domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**: 5107-15112. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1516109112>
- Kuppler J, Albert C, Ames G, Armbruster W, Boenisch G, Boucher F, Campbell D, Carneiro L, Chacón-Madrigal E, Enquist B, Fonseca C, Gómez J, Guisan A, Higuchi P, Karger D, Kattge J, Kleyer M, Kraft N, Larue-Kontić A, Lázaro A, Lechleitner M, Loughnan D, Minden V, Niinemets Ü, Overbeck G, Parachnowitsch A, Perfectti F, Pillar V, Costa DS, Sletvold N, Stang M, Alves-dos-Santos I, Streit H, Wright J, Zych M, Junker R. 2020. Global gradients in intraspecific variation in vegetative and floral traits are partially associated with climate and species richness. *Global Ecology and Biogeography* **29**: 992-1007. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13077>
- Labarca MV, Narváez Z. 2009. Identificación y fluctuación poblacional de insectos polinizadores en palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacquin) en el sur del lago de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía* **26**: 305-324.
- Latombe G, Pyšek P, Jeschke JM, Blackburn TM, Bacher S, Capinha C, Costello M, Fernández M, Gregory R, Hobern D, Hui C, Jetz W, Kumschick S, McGrannachan C, Pergl J, Roy HE, Scalera R, Scalera R, Squieres ZE, Wilson JRU, Winter M, McGeoch, MA. 2017. A vision for global monitoring of biological invasions. *Biological Conservation* **213**: 295-308. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.013>
- Levine JM, Vilà M, Antonio CMD, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**: 775-781. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Lira R, Rodríguez I. 1999. Cucurbitaceae A.L. Juss. *Flora del Valle de Tehuacán - Cuicatlán* **22**: 1-63.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn, TM. 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and distributions* **15**: 904-910. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x>
- López-Anido F, Vesprini JL. 2007. Extrafloral Nectaries in *Cucurbita maxima* Sub. *andrea* (Naudin) Filov. *Cucurbit Genetic Cooperative Report* **30**: 38-42. <https://cucurbit.info/wp-content/uploads/2019/03/cgc30-12.pdf> (accessed November 20, 2021)
- López-Barrera F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas* **13**: 67-77.
- MADS [Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, República de Colombia]. 2018. Resolución No. 684 de 2018. Lineamientos tanto para la prevención y manejo integral de las especies de Retamo Espinoso (*Ulex europaeus* L.) y Retamo Liso (*Genista monspessulana* (L.) L.A.S. Johnson) como para la restauración ecológica, rehabilitación y recuperación de las áreas afectadas por estas especies en el territorio nacional y se adoptan otras determinaciones. *Diario Oficial* No. 50581, 25 de abril de 2018. <https://www.minambiente.gov.co/wp-content/uploads/2021/08/resolucion-0684-de-2018.pdf> (accessed May 25, 2021)
- Mora-Gutiérrez B. 1988. Germinación de *Cucurbita ficifolia* Bauche (Cucurbitaceae). *Revista de Biología Tropical* **36** 393-397.
- Nee M. 1990. The domestication of *Cucurbita* (Cucurbitaceae). *Economic Botany* **44**: 56-68. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02860475>
- Peil R, Galvez J. 2005. Reparto de materia seca como factor determinante de la producción de las hortalizas de fruto cultivadas en invernadero. *R. bras. Agrociência* **11**: 5-11.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. 2016. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany* **64**: 715-716. DOI: [https://doi.org/10.1071/BT12225\\_CO](https://doi.org/10.1071/BT12225_CO)

- Pérez V. 2020. Evaluación del avance de recuperación de un relicto de bosque de planicie inundable y no inundable mediante la caracterización de la composición y estructural vegetal. *Revista Luna Azul* **50**: 156-173. DOI: <https://doi.org/10.17151/luaz.2020.50.8>
- Pheloung PC, Williams PA, Halloy SR. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of environmental management* **57**: 239-251. DOI: <https://doi.org/10.1006/jema.1999.0297>
- Piperno DR. 2011. The origins of plant cultivation and domestication in the New World tropics: patterns, process, and new developments. *Current anthropology* **52**: S453-S470. DOI: <https://doi.org/10.1086/659998>
- Pollard E. 1981. Aspects of the ecology of the meadow brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyridae). *Entomologist's Gaz* **32**: 67-74.
- Prieto CE, Takegami C, Rivera JM. 2005. Estructura poblacional de *Morpho sulkowsky* Kollar, 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). *Entomotrópica* **20**: 15-22.
- Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, Pergl J, Hejda M, Schaffner, U, Vilà M. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology* **18**: 1725-1737. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
- Pyšek P, Richardson DM. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: W Nentwig, ed. *Biological Invasions, Ecological Studies*, Vol. 193. Berlin & Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, pp. 97-125. ISBN: 978-3-540-36920-2
- Reynolds-Hogland MJ, Mitchell MS. 2007. Three axes of ecological studies. In: Bissonette JA, Storch I. eds. *Temporal Dimensions of Landscape Ecology: Wildlife Responses to Variable Resources*. New York: Springer, pp. 174-94. ISBN: 978-0-387-45447-4
- Richardson DM, Pyšek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* **30**: 409-431. DOI: <https://doi.org/10.1191/0309133306pp49>
- Prieto CE, Rivera JM, Takegami C. 2005. Estructura poblacional de *Morpho sulkowskyi* Kollar, 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). *Entomotrópica* **20**: 15-22.
- Salgado B, Baptiste MP, Vázquez M. 2017. Explorando los mecanismos que promueven las invasiones biológicas y su impacto sobre los ecosistemas: Importancia de las estrategias funcionales de las especies. In: Cárdenas-López D, Baptiste MP, Castaño N, eds. *Plantas Exóticas con alto Potencial de invasión en Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, pp. 57-63. ISBN: 978-958-5418-09-7
- Santos-Castellanos M, Segura-Abril M, Núñez-López C. 2010. Análisis de crecimiento y relación fuente-demanda de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en el municipio de Zipaquirá (Cundinamarca, Colombia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín* **63**: 5253-5266.
- Sedano-Castro G, González-Hernández VA, Engleman EM, Villanueva-Verduzco C. 2005. Dinámica del crecimiento y eficiencia fisiológica de la planta de calabacita. *Revista Chapingo Serie Horticultura* **11**: 291-297.
- Steffens B, Rasmussen A. 2016. The physiology of adventitious roots. *Plant physiology* **170**: 603-617. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.15.01360>
- Stohlgren TJ, Falkner MB, Schell LD. 1995. A modified-Whittaker nested vegetation sampling method. *Vegetatio* **117**: 113-121. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00045503>
- Valladares F, Aranda I, Sánchez-Gómez D. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. In: Valladares F. ed. *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, pp. 335-369. ISBN: 84-8014-552-8
- Vargas-Ríos O, Díaz-Triana TJ, Reyes-Bejarao S, Gómez-Ruiz P. 2012. *Guías Técnicas para la restauración ecológica de los ecosistemas de Colombia*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial y Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. <https://www.researchgate.net>

[net/publication/260365693\\_Guias\\_tecnicas\\_para\\_la\\_restauracion\\_ecologica\\_de\\_los\\_ecosistemas\\_de\\_Colombia](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x) (accessed March 03, 2021)

- Varela S, Arana V. 2011. Latencia y germinación de semillas. Tratamientos pregerminativos. *Sistemas Forestales Integrados* **3**: 1-10.
- Villar R, Ruiz-Robledo J, Quero JL, Poorter H, Valladares F, Marañón T. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. In: Valladares F, ed. *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, pp. 193-230. ISBN: 84-8014-552-8
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882-892. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Weidlich EW, Flórido FG, Sorrini TB, Brancalion PH. 2020. Controlling invasive plant species in ecological restoration: A global review. *Journal of Applied Ecology* **57**: 1806-1817. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13656>
- Whitaker TW. 1983. Cucurbits in Andean prehistory. *American antiquity* **48**: 576-585. DOI: <https://doi.org/10.2307/280564>
- Winter K, Adams L, Thorp R, Inouye D, Day L, Ascher J, Buchmann S. 2006. Importation of nonnative Bumble bees into North America: Potential consequences of using *Bombus terrestris* and other non-native bumblebees for and the United States. White Paper of the North American Pollinator Protection Campaign. [https://www.pollinator.org/pollinator.org/assets/generalFiles/BEEIMPORTATION\\_AUG2006.pdf](https://www.pollinator.org/pollinator.org/assets/generalFiles/BEEIMPORTATION_AUG2006.pdf) (accessed December 15, 2021)
- Young SL, Clements DR, Di Tommaso A. 2017. Climate dynamics, invader fitness, and ecosystem resistance in an invasion-factor framework. *Invasive Plant Science and Management* **10**: 215-231. DOI: <https://doi.org/10.1017/inp.2017.28>
- Zalba S, Ziller SR. 2008. Herramientas de prevención de invasiones biológicas de I3N: Manual de uso. Invasive Information Network (I3N). Florianópolis: The Nature Conservancy. [https://sib.gob.ar/archivos/I3N\\_ManualHerramientasdePrevenciondeInvasiones.pdf](https://sib.gob.ar/archivos/I3N_ManualHerramientasdePrevenciondeInvasiones.pdf) (accessed February 11, 2021)

---

**Editor de sección:** Enrique Jurado

**Contribuciones de los autores:** JAM, diseños experimentales y análisis de datos a nivel de especie; ICRG, diseños experimentales y análisis de datos asociados con los impactos ecosistémicos. Todos los autores contribuyeron en la escritura, discusión y revisión del manuscrito.

**Entidades Financiadoras:** La investigación fue desarrollada en el marco de los contratos JBB-037-2021 y JBB-369-2021. Subdirección Científica del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis: proyecto de inversión 7679: Investigación para la conservación de los ecosistemas y la flora de la Región y Bogotá.

**Conflictos de interés:** Los autores declaramos que no existe ningún conflicto de intereses financieros, personales ni en cuanto a la presentación de la información y resultados de este artículo.